Suomalaisen Eläin- ja Kasvitieteellisen Seuran Vanamon
Kasvitieteellisiä Julkaisuja
Osa 2. N:o 3.
Annales Botanici Societatis Zoologicæ-Botanicæ Fennicæ Vanamo
Tom. 2. N:o 3.

PSEUDOMONAS TUMEFACIENS SM. & TOWNS. AUF SALIX CAPREA

von

A. J. RAINIO

Mit 5 Abbildungen im Text und 1 Texttabelle

Suomenkielinen selostus:
Pseudomonas tumefaciens Sm. & Towns. Salix caprea'lla

HELSINKI 1932

Digitized by the Internet Archive
in 2025

HELSINKI 1932
DRUCKEREI DER FINNISCHEN LITERATUR-GESELLSCHAFT

https://archive.org/details/annales-botanici-fennici_1932_2_3

Im Jahre 1922 bemerkte ich in Oulunkylä bei Helsinki auf einer neben der Kirche wachsenden *Salix caprea* ausserordentlich reichlich verholzte Gallen, die sich an den älteren Ästen befanden. Der Strauch war sehr gross und von der Wurzel ab stark verästelt. Wie aus der Abbildung 1 ersichtlich, waren die Gallen namentlich im Winter dermassen auffallend, dass sie unbedingt von Passanten bemerkt werden mussten. An den jüngeren Gallen konnte festgestellt werden, dass sie sich aus sowohl Blatt- als Kätzchenknospen gebildet hatten.

Die in der letztverflossenen Vegetationsperiode entstandenen Gallen hatten eine braune Farbe und ihre Oberfläche war rauh von zahllosen kleinen holzigen Knospen, die an ihrer Spitze braune, häutige Schuppen trugen. Nach dem Alter der Äste zu schliessen, waren auch in den vorhergehenden Jahren ähnliche Gallen in Menge entstanden. Die Grösse der Gallen schwankte beträchtlich; die grössten hielten im Durchmesser 4—5 cm, die kleinsten $^1/_2$ cm. Die älteren Gallen sassen an den stärkeren Ästen und waren beinahe pechschwarz. Aus dem Umstande, dass eine kräftige *Xanthoria*-Flechtenvegetation sie überzog, konnte man den Schluss ziehen, dass sie schon mehrere Jahre an diesem Weidenstrauch vorgekommen waren. Die erwähnten Gallen hatten meistens eine geborstene Oberfläche und waren glatter als die jüngeren Gallen. Jene Gallen waren schon so verwittert, dass von ihrer Oberfläche borkenartige Partikelchen abbröckelten. An ganz nahe wachsenden Sträuchern von *Salix cinerea* und *S. phylicifolia* wurden keine derartigen Gallenbildungen wahrgenommen.

Als ich den Standort in den ersten Tagen des Mai 1922 aufsuchte, blühte der kranke Strauch und erwies sich als ein weibliches Individuum. Damals konnte noch nichts beobachtet werden, das auf die Entstehung neuer Gallen hingedeutet hätte. Bei einer neuen Untersuchung nach einer Woche hatte der Strauch zum grössten Teil

Abb. 1. Gallen auf *Salix caprea*. Photographiert im Winter 1922 (Rainio).

ausgeblüht und die Blätter waren im Begriff auszuschlagen. Jetzt zeigte sich an etwa 30 Kätzchen eine beginnende Gallenbildung, die eine Woche später, als die Kätzchen Samen trugen und die Blätter sich entfaltet hatten, noch deutlicher erschienen. Die weiblichen Kätzchen standen im Begriff, sich entweder ganz und gar oder nur in ihrem Basisteil in Gallen umzuwandeln. Ihre Farbe war grün, etwas ins Bräunliche spielend. Eine nähere Untersuchung der Gallen legte dar, dass die weiblichen Blüten vollkommen blattartig geworden waren. Die Tragblätter waren die einzigen normalen Teile der Blüte. Die Nektarien hatten sich in kleine, verzweigte, lockere, von dichten und langen Wollhaaren bedeckte Blättchen umgewandelt. Die Narbe war ebenfalls blattartig und locker geworden, und die behaarten Blattläppchen hatten ungefähr dieselbe Länge wie die Tragblätter. Die von weitem betrachtet bräunliche Farbennuance der Gallen beruhte darauf, dass die braunen Spitzen der Tragblätter bis über die blattartig umgewandelten Blütenteile hinaus- reichten. Die Kätzchenachse war unnatürlich geschwollen. Bei solchen Kätzchen, wo nur der Basalteil im Begriff stand, sich in eine Galle umzuwandeln, war die Spitze des Kätzchens entweder verwelkt und verdorrt, oder hatte sie Samen gebildet. Als die Blütenachse gespalten wurde, fand man in manchen Fällen mitten darin in ihrer ganzen Länge von Insektenlarven zurückgelassene Löcher oder auch noch eine Larve. $^2/_3$ von sämtlichen Kätzchengallen waren in dieser Weise durch Insekten beschädigt. Da

die meisten Larven verschwunden waren, warscheinlich um sich in der Erde zu verpuppen, konnte man ihre Art nicht genauer bestimmen. Die gallenbildenden Blattknospen waren hauptsächlich Endknospen; doch konnte man Gallen konstatieren, die aus zahlreichen Seitenknospen und in einzelnen Fällen aus direkt vom Stamm ausgehenden Knospen entstanden waren. Diese Gallen besassen eine grüngelbe Farbe. Vom Spitzenteil der Gallen gingen 3—4 normal grosse Blätter aus, aber die Basalteile der Blätter waren geschwollen und die Nebenblätter hatten sich in kleine Läppchen umgewandelt, deren Oberfläche reichlich behaart erschien. Der Basalteil der Blätter enthielt zahlreiche, kleine, halbgeöffnete Knospen, deren Blätter in derselben Weise gelappt waren wie die Nebenblätter. An den Blattknospengallen konnten keine von Insekten gebildete Gänge nachgewiesen werden. Nur ein paar Gallen hatten an ihrer Oberfläche einen kleinen bräunlichen Fleck, wahrscheinlich die Spur eines Insektenstiches. Als ich im August wieder den Standort besuchte, konnte ich feststellen, dass sowohl die Kätzchen- wie die Blattknospengallen ein wenig grösser geworden waren und eine gelbliche Farbe angenommen hatten. Nach Spaltung der Blattknospengallen erschien der Inhalt bräunlich, und von dem porösen Kern liefen verzweigte, holzartige Fasern zur Oberfläche. Die Gallen der weiblichen Kätzchen hatten einen weichen, oftmals gekerbten und braunen Kern. Ende September, als die Blätter schon zum Teil abgefallen waren, hatten alle Gallen eine braune Farbe angenommen und eine holzartige Konsistenz erhalten. Die Basalteile der kleinen, vorher lockeren Blattläppchen waren zu braunen Schuppen verdorrt und die Spitzenteile waren verwelkt. Die Kätzchengallen hatten eine länglich (Abb. 2) und die Blattknospengallen eine runde Form.

Im Jahre 1923 war ich im September in der Lage, den kranken Strauch zu untersuchen; dabei stellte ich fest, dass sich bedeutend weniger Gallen gebildet hatten als im Jahre vorher. Namentlich im Vorwinter wurde die Beobachtung gemacht, dass einige jüngere, gallentragende Zweige von den betreffenden Stellen an verdorrt und abgebrochen waren.

Im Jahre 1924 blühte die Weide später als sonst, nämlich Mitte Mai, und in den ersten Tagen des Juni wurde wahrgenommen, dass sich fast gar keine Gallen gebildet hatten. Nur an einem Ast fand man eine kleine Galle, die von einem weiblichen Kätzchen aus-

gegangen war. Im Spätsommer wurde festgestellt, dass ein paar stärkere Äste, die zahlreiche ältere Gallen trugen, verdorrten.

Als ich im selben Jahre die Weidenvegetation in der nächsten Umgebung der Stadt Tampere untersuchte, fand ich unmittelbar nördlich der Stadt auf einem kleinen *Salix caprea*-Strauch fünf Gallen, die den früher erwähnten genau glichen. Drei derselben hatten sich aus Blattknospen, zwei aus weiblichen Kätzchen gebildet. Ich spaltete die Gallen, konnte aber keine Insektenschäden in ihnen finden.

Im Zusammenhang mit einer anderen Untersuchung (RAINIO, 1927 a) kam ich dazu, verschiedene Weidenarten in vielen Teilen Finnlands eingehender zu studieren, und es wurde mir dabei klar, dass die fraglichen Gallen recht selten vorzukommen scheinen und bei uns nicht früher in der Literatur erwähnt worden sind. Auch anderswo in Europa scheinen derartige Gallenbildungen selten zu sein; nur vier Fundorte sind bekannt. Im Jahre 1901 fand MOLLIARD (1904) in Frankreich nahe von Paris, in Orsay, auf einem *Salix caprea*-Strauch Gallen, die seiner Beschreibung nach sich mit den in Finnland gefundenen decken. Der Strauch war ein männliches Individuum und in der Beschreibung wird nur gesagt, dass männliche Kätzchen in Gallen umgewandelt waren. 1910 und 1911 fand SKÅRMAN (1912) in Sigtuna, Schweden, im ganzen drei gallentragende Exemplare von *Salix caprea*. Aus seiner Untersuchung ist zu ersehen, dass es sich um genau ähnliche Gallen handelte wie bei uns. Bei denselben Salweiden, die männliche Blüten trugen, waren die Kätzchen und Blattknospen in Gallen umgewandelt. Weiter fand derselbe Forscher 1911 und 1912 in zwei Orten bei Stockholm, nämlich in Sundbyberg und in einem Garten von Bergian, weibliche Salweiden mit Gallen. Ausser diesen Fundorten erwähnt er noch ein Vorkommen in Strömstad. Auf anderen, in der Nähe wachsenden Weidenarten fand SKÅRMAN keine Gallen.

Nach SKÅRMAN (1912) sollten diese Gallen durch den Käfer *Dorytomus taeniatus* FABR., der seinen Beobachtungen gemäss Eier in die Kätzchen ablegte, verursacht sein. Die Larve entwickelte sich in den Kätzchen und verpuppte sich später in der Erde. Dagegen wurden in den Blattknospengallen weder Larven noch Larvengänge beobachtet. An diesen Gallen wurden jedoch bisweilen oberflächliche, sehr kleine braune Stiche gefunden, die er als Spuren von

Käferstichen deuten will; er vermutet, dass hier Eier abgelegt worden seien, doch hätten sich infolge des Knospenbaus die Larven nicht hier entwickeln können. Er hat keine Versuche angestellt, um seine Hypothese zu stützen, sondern begründet seine Annahme von der Entstehung der Gallen ausschliesslich auf das Vorkommen des Insekts.

Als ich in den ersten Tagen des Mai 1925 den in Oulunkylä wachsenden Weidenstrauch untersuchte, konstatierte ich, dass eine ungewöhnlich grosse Menge von Gallen in Entwickelung begriffen war. Abgesehen von diesem früher erwähnten Strauch hatten sich auch auf einer etwa 10 m davon entfernten *Salix caprea* mit männlichen Blüten Gallen zu bilden begonnen. Ausser 12 Blattknospengallen fand ich daselbst 8 Gallen an männlichen Kätzchen. An den letzteren waren die Tragblätter normal geblieben, aber die Nektarien und die Staubblätter hatten sich in blattartige, lockere, gelappte Schuppen umgewandelt. Die Farbe der Gallen war dieselbe wie bei den Gallen weiblicher Kätzchen. Diesmal, wie auch eine Woche später, wurden zahlreiche Proben von verschiedenen Gallen und gesunden Knospen genommen und in Alkohol, mit wenig Formalin versetzt, aufbewahrt. An den gespaltenen Knospengallen waren wie in den früheren Jahren so auch jetzt keinerlei durch Larven verursachte Schäden nachzuweisen, sondern das Innere der Gallen war fest und von hellgrüner Farbe. Nur zwei Knospengallen zeigten an ihrer Oberfläche ein braunes, etwa $^1/_2$ mm tiefes Loch, das

Abb. 2. Gallen auf *Salix caprea*. Links eine Blattknospengalle, rechts eine Galle an einem weiblichen Kätzchen (Orig.).

möglicherweise durch irgendein Insekt verursacht sein konnte. Mit der Lupe betrachtet konnten darin weder Eier noch Larven bemerkt werden. Die Entstehung der Blattknospengallen kann also nicht auf einen Insektenschaden zurückgeführt werden; in dieser Beziehung stimmen die Beobachtungen mit den Untersuchungsergebnissen von Skårman (1912) überein. Nach Spaltung der Kätzchengallen fand man dagegen in etwa 70 % der Fälle Gänge von Insektenlarven. Ein Insektengang, der bisweilen eine Larve enthielt, konnte von dem einen Ende der Kätzchenachse zum andern reichen, oder auch hatte ein Insekt seine Eier mitten im Kätzchen abgelegt, in welchem Fall der Gang von dieser Stelle bis zum Ende des Kätzchens reichte. Es liess sich also nachweisen, dass Gallen entstehen können, trotzdem es nicht möglich ist, irgendwelche Insektenspuren zu entdecken. Man spaltete solche weibliche und männliche Kätzchen, die sich nicht zu Gallen entwickelt hatten, und stellte fest, dass hier sehr reichlich Insektenschäden vorkamen. Die Art dieser Schäden war die gleiche wie in den Gallen. Infolge der Insektenschäden waren die Kätzchen oft entweder ganz oder teilweise verdorrt. Die früher erwähnten, in Alkohol aufbewahrten Proben von Gallen und Kätzchen wurden im Laboratorium untersucht, wobei es sich herausstellte, dass die Larven, welche die Gänge gemacht hatten, zur Familie *Dorytomus* gehörten. Wahrscheinlich handelte es sich um *Dorytomus taeniatus*. Der Annahme Skårmans, dass der erwähnte Käfer die Gallen verursachen würde, kann ich nicht beitreten, erstens weil der durch diesen Käfer erzeugte Schaden nicht in allen zu Gallen gewordenen Kätzchen auftrat, zweitens weil in Knospengallen überhaupt keine Insektenschäden vorkamen und drittens, weil Larven häufig nicht allein bei *Salix caprea*, sondern auch bei *Salix cinerea* auftraten, ohne dass die Kätzchen deshalb in Gallen umgewandelt wurden.

Wenn wir das Auftreten von *Dorytomus taeniatus* verfolgen, so können wir feststellen, dass die Art auf *Populus tremula*, *P. nigra*, *Salix caprea*, *S. cinerea* und *S. aurita* häufig ist (Thomson, 1885; Grevillius & Niessen, 1907; Houard, 1908; Kleine, 1910), aber dass keine Gallen auf den durch den Käfer beschädigten Sträuchern beobachtet worden sind. Molliard (1904) hat auf den früher erwähn-

ten männlichen Kätzchen *Dorytomus*-Larven gefunden und hält es für möglich, dass dieser Käfer die Gallen erzeuge, aber nur unter bestimmten äusseren Verhältnissen; denn auch in Kätzchen, aus denen sich keine Gallen entwickelt hatten, gab es reichlich Larven. Einige Jahre haben die Larven nach seinen Beobachtungen überhaupt keine derartigen Missbildungen hervorgerufen. MOLLIARD vermutet, die Gallenbildung sei abhängig von der Zeit, in welcher die Insekten die Knospen beschädigen. SKÄRMAN (1912) hat nicht auf das Vorkommen von Käferlarven in normalen Kätzchen achtgegeben.

Im Jahre 1926 war die Gallenbildung auf den beiden erwähnten Sträuchern bedeutend geringer als im Jahre vorher. Käferlarven gab es sowohl auf diesen wie auch auf anderen Sträuchern in sehr grosser Menge, weshalb ich immer mehr davon überzeugt wurde, dass man die Gallenerreger irgendwo anders zu suchen hätte. Aus diesem Grunde begann ich sofort im Frühling, die aus Gallen und Kätzchen entnommenen Proben zu zentrifugieren. Der erste Versuch im Anfang Mai legte dar, dass ein Wasserextrakt von sowohl Gallen als Kätzchen äusserst wenig, nicht näher bestimmte kleine Lebewesen enthielt. Bei einem Vergleich zwischen der Mikrofauna von Gallen und Kätzchen konnte keine Verschiedenheit in ihrer Zusammensetzung nachgewiesen werden. Eine neue Zentrifugierung im Anfang Juni lieferte ebenfalls ein negatives Resultat. Ende Juni fand man in den Gallen ziemlich grosse Mengen von Pflanzenläusen (*Aphidae*), die auch an den Blättern auftraten.

Im Jahre 1927 hatten sich etwas zahlreicher als im vorigen Sommer Gallen gebildet, und auf einem dritten kleinen Strauch mit weiblichen Blüten waren zwei Kätzchengallen erschienen. Eine derselben war sehr gross und in der Beziehung eigentümlich, dass sie sich auf einer anormalen Knospe entwickelt hatte, die drei Knospen an dem gleichen Stützblatte umfasste. Faktisch gibt es, wie ich früher nachgewiesen habe (RAINIO, 1927 b), an jedem Stützblatt drei Knospen, von denen sich unter normalen Verhältnissen nur die mittlere zu einem Kätzchen entwickelt, während die beiden Seitenknospen schlummernde Knospen verbleiben. In diesem Fall hatten sich also alle drei Knospen entwickelt und in Gallen umgewandelt (Abb. 3). Als man die Galle spaltete, konnte darin kein Insektenschaden nachgewiesen werden. Im Laufe des Sommers wurden wiederholt Gallen-

extrakte zentrifugiert, doch fand man keine solche Tiere, die man als Erreger der Gallenbildungen hätte ansprechen können.

Im Jahre 1928 bildeten sich fast ebenso reichlich wie im Jahre 1925 neue Gallen. Auch jetzt wurde beim Zentrifugieren nichts gefunden. Um die Gallenerreger zu entdecken fing ich jetzt an, aus den Gallen hergestellte Schnitte mikroskopisch zu untersuchen. In den ersten Tagen des Mai eingesammelte Gallen wurden in Schnitte

Abb. 3. Gallenbildung auf einem anormal entwickelten weiblichen Kätzchen von *Salix caprea* (Orig.).

zerlegt und mit Methylenblau gefärbt, wonach es sich zeigte, dass das oberflächliche Zellgewebe der Gallen Bakterien enthielt, die hauptsächlich im Zellinnern sassen. Mit Hilfe der Gramfärbung wurde dargelegt, dass das aus den Gallen gepresste Bakterium gramnegativ war. Die Bakterien traten meistens einzeln, selten paarweise auf. Anilinwasser-Fuchsinfärbung ergab, dass die stäbchenförmigen Bakterien 1.8—2.0 μ lang und 1.0 μ dick waren. Sie trugen an dem einen Pol Geisseln. Die Beobachtung wies darauf hin, dass diese Bakterien die Ursache der Gallenbildung

wären. Auf die Reinzüchtung der Bakterien verzichtend, zerrieb ich vier Blattknospengallen und stellte mit möglichst wenig Wasser Extrakt dar, der in einem feinporigen Porzellantrichter filtriert wurde. Mit dieser Flüssigkeit infizierte ich drei junge Zeige der Salweide und ein im Zimmer wachsendes *Pelargonium*-Exemplar, das letztgenannte ungefähr 1 Zentimeter oberhalb der Erde. Die Infizierung erfolgte am 19. Mai. Am 10. Juni wurde festgestellt, dass die mit der Injektionsspritze ausgeführte Injektion an zwei Weidenzweigen Erfolg gehabt hatte. An der Injektionsstelle war in der Rinde eine etwa 4 mm grosse Galle entstanden. Am 18. Juli war die Galle 1 cm gross geworden und Ende September zeigte sie sich voll entwickelt und hielt damals 1 $^1/_2$ cm im Durchmesser (Abb. 4). Am *Pelargonium* entwickelten sich an drei Injektionsstellen 8—14 mm grosse Gallen im Oktober (Abb. 5). Man verfolgte das Vorkommen der Bakterien in Schnitten während des Sommers und Herbstes und stellte fest, dass sie äusserst spärlich und nur in wenigen Zellen auftraten. Ein Versuch, das Bakterium reinzuzüchten, misslang.

Abb. 4. Künstlich hervorgerufene Galle auf *Salix caprea* (Orig.).

Dieser Versuch legt also dar, dass die Gallen durch ein Bakterium hervorgerufen werden, und zwar kommt dabei in erster Linie *Pseudomonas tumefaciens* Sm. & Towns. in Betracht. Die Grösse, Form und Gramreaktion der Bakterien sowie vor allem das Krankheitsbild entsprechen vollkommen *Pseudomonas tumefaciens* (Smith & Townsend, 1907). Überdies sind die von diesem Bakterium auf Weiden hervorgerufenen Gallen nicht unbekannt. Smith & Townsend (1911) haben zuerst experimentell nachgewiesen, dass das Bakterium auf *Salix babylonica* ähnliche Gallen erzeugt. Der Infektionsstoff wurde mit Hilfe des Stichverfahrens ausschliesslich auf den Stamm übertragen. Die Gallen waren anfangs grünlich braun

und wurden später holzig. In der Natur ist das Bakterium nachweislich wenigstens seit dem Jahre 1910 in Südafrika sehr häufig gewesen, wo es verschiedene Weidenarten zerstört hat (Lounsbury, 1910; Smith & Townsend, 1911; Doidge, 1921). Dort bildet es Gallen entweder auf dem Wurzelansatz oder dem Stamm der Weiden, und nach Pole Evans (Smith & Townsend, 1911) hat man in Pretoria die Gallenbildung auf einer nicht näher bestimmten Weidenart, deren Umfang 1 $^1/_2$ m beträgt, gefunden. Als Krankheitsträger scheint die Weide daselbst eine recht grosse wirtschaftliche Rollzu spielen. So hat man nachgewiesen, dass eine einzige infizierte Weide während der Beobachtungsjahre 1907—1912 zusammen über 2,000 Pflanzen ansteckte, darunter eine grosse Menge Apfelbäume (Doidge, 1921). Nach Ferdinandsen & Rostrup (1920) wurden durch *Pseudomonas tumefaciens* hervorgerufene Gallen auf Weiden im Jahre 1919 in Aalborg, Dänemark, beobachtet.

Abb. 5. Gallen auf *Pelargonium*. Infektionsversuch (Orig.).

Im Jahre 1929 fand man auf den Weidensträuchern in Oulunkylä keine neuen Gallen; der ältere Strauch, auf welchem die Gallen zuerst bemerkt worden waren, war zum grössten Teil abgestorben. Das beruhte wahrscheinlich auf dem reichen Vorkommen der Gallen; denn wie Muncie (1926) und Oppenheimer (1926) nachgewiesen haben, vermindern die Gallen die normale Saftströmung mit sogar 82 %.

Im Jahre 1930 konnte ich die Sträucher erst Mitte Juni untersuchen und fand dabei recht viel neue Gallen. Der ältere Strauch war damals schon ganz eingegangen.

Im Jahre 1931 konstatierte ich Anfang Mai, dass sich an den

früheren Sträuchern neue Gallen bildeten; aber als ich ungefähr nach einer Woche den Ort wieder besuchte, hatte man die Sträucher gefällt, weil daselbst ein Glockenturm gebaut werden sollte.

Aus den früher angeführten Gründen müssen wir *Pseudomonas tumefaciens* als Gallenerreger betrachten, und wir haben Anlass zu untersuchen, welche Rolle der Käfer *Dorytomus taeniatus* und andere Insekten vielleicht als Krankheitsüberträger spielen. Wie zuerst Smith & Townsend (1907, 1911) nachgewiesen haben, ist das Bakterium ein Wundparasit, der durch die von Insekten, Schlossen u. dgl. verursachten Wunden in die Pflanzen eindringt. Hierzulande gibt es namentlich in den Weidenkätzchen im Frühling recht viele Insekten (Rainio, 1927 a), welche Kätzchen und Blattknospen beschädigen können. Mit der Luftströmung werden in diese Wunden Bakterien verschleppt; aber aus dem Umstande, dass nur auf demselben Strauch oder auf ganz in der Nähe von ihm wachsenden Sträuchern neue Gallen entstehen (Skårman, 1912), kann man schliessen, dass insbesondere Insekten die Krankheit verbreiten. Wenn sie Eier in die Galle ablegen oder auf deren Oberfläche umherkriechen, bleiben Bakterien an dem Eileiter hängen und gelangen, wenn das Insekt ein gesundes Kätzchen oder eine gesunde Blattknospe betritt, um das Eierlegen fortzusetzen, in die Wunde. Das an der Körperoberfläche des Insekts vorhandene Infektionsmaterial reicht indessen nicht aus, um viele Stellen direkt zu infizieren, weshalb ein Insekt nicht imstande ist, das Bakterium erwähnenswert zu verschleppen. In Südafrika hat man konstatiert, dass die Bakterien insbesondere durch Schlossenwunden in die Pflanzen eindringen (Doidge, 1921).

Wie wir gesehen und wie Molliard (1904) und Skarman (1912) gezeigt haben, ist die Gallenbildung in den einzelnen Jahren variabel. Meines Erachtens liegt die Ursache in der Frühlingstemperatur der verschiedenen Jahre. Nach Riker (1925) ist eine Temperatur von 14—28° C. am vorteilhaftesten für die Entstehung von *Pseudomonas tumefaciens*-Gallen an den oberirdischen Teilen. Vergleicht man die Frequenz der neuen Gallen während der Beobachtungsjahre mit der Temperatur, die zu der entsprechenden Zeit im April und Mai herrschte und in nachstehender Tabelle 1 wiedergegeben ist, so zeigt es sich, dass das Auftreten der Gallen hierzulande gewissermassen von der mittleren Temperatur

Tabelle Nr. 1. Temperatur im April und Mai der verschiedenen Jahre und Gallenbildungsfrequenz.

Jahr	April			Mai			Vorkommen der Gallbildungen
	Mittl. Temp.	Max. Temp.	Min. Temp.	Mittl. Temp.	Max. Temp.	Min. Temp.	
1918	+ 3.47	+ 17.1	— 4.5	+ 7.08	+ 21.3	— 6.6	wahrscheinl. reichlich
1919	+ 4.85	+ 10.1	— 15.8	+ 9.93	+ 21.8	— 0.4	» mässig
1920	+ 6.51	+ 16.6	— 2.2	+ 10.93	+ 23.3	— 1.2	» reichlich
1921	+ 6.31	+ 23.0	— 4.8	+ 12.07	+ 23.0	— 1.6	sehr reichlich
1922	+ 1.29	+ 13.0	— 12.0	+ 8.88	+ 22.1	— 2.1	mässig
1923	+ 0.75	+ 11.8	— 18.1	+ 7.00	+ 20.8	— 3.5	schwach
1924	— 0.33	+ 7.3	— 14.5	+ 8.63	+ 20.8	— 4.4	0
1925	+ 4.25	+ 14.3	— 4.3	+ 9.87	+ 21.1	— 2.9	sehr reichlich
1926	+ 1.16	+ 14.0	— 14.7	+ 8.61	+ 25.3	— 4.4	schwach
1927	+ 1.53	+ 10.4	— 5.3	+ 6.43	+ 14.9	— 6.9	mässig
1928	+ 2.42	+ 18.8	— 9.8	+ 8.69	+ 19.8	— 3.0	sehr reichlich
1929	— 1.13	— 12.8	— 14.2	+ 9.54	+ 25.3	— 1.8	0
1930	+ 3.97	+ 15 8	— 6.7	+ 11.38	+ 25.8	— 4.7	reichlich
1931	+ 1.39	+ 15.5	— 15.7	+ 11.15	+ 23.5	— 4.1	mässig

des April abhängig ist. Sinkt die mittlere Temperatur im April unter 0 Grad Celsius, so finden wir, dass keine neuen Gallen entstanden sind, trotzdem der Mai eine normale Temperatur aufweist. In solchen Jahren, wo die mittlere Temperatur des April 2° C überstieg, ist die Gallenbildung reichlich gewesen. Ferner wäre es denkbar, dass in kalten Frühlingen auch das Vorkommen der Krankheitsverbreiter, der Insekten, spärlich gewesen wäre. In dieser Hinsicht hat kein Unterschied zwischen den verschiedenen Jahren nachgewiesen werden können.

Wir haben also gesehen, dass die fraglichen Gallen wahrscheinlich durch *Pseudomonas tumefaciens* hervorgerufen werden, welche in der Natur, soweit dies nachgewiesen ist, ausschliesslich auf *Salix caprea* Blattknospen- oder Kätzchengallen erzeugt. In Infektionsversuchen hat die Krankheit auf *Salweidenzweige* und *Pelargonium* übertragen werden können. Als Krankheitsverbreiter wirken wahrscheinlich manche Insekten, vor allem der Käfer *Dorytomus*. Die Reichlichkeit neuer Gallenbildungen scheint der mittleren Temperatur des Monats April proportional zu sein, derart, dass eine höhere Temperatur die Entstehung der Gallen begünstigt. Man hat nicht bemerkt, dass diese Weidenart als Krankheitsbewahrer in Finnland in der Beziehung bedeutungsvoll wäre, dass die Bakterien von ihr auf Kulturpflanzen übergehen würden, wie dies in Südafrika nachgewiesen worden ist.

LITERATURVERZEICHNIS.

Doidge, E. M., 1921, Grown-gall: *Bacterium tumefaciens* Sm. et Towns. Journ. Dept. Agr. S. Africa, 3, p. 64.

Ferdinandsen, C. & Rostrup, Sofie, 1920, Oversigt over Sygdomme hos Landbrugets og Havebrugets Kulturplanter i 1919. Tidsskrift for Planteavl, 27, p. 399—450.

Grevillius, A. Y. & Niessen, J., 1907, Exsiccat, Lief. II. Köln.

Houard, C., 1908, Les zoocécidies des plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. Paris.

Kleine R., 1910, Die Lariiden und Rhyncophoren und ihre Nahrungspflanzen. Internationale Monatschr. f. d. Biol. der Käfer Europas, 6:7—8.

Lounsbury, C. P., 1910, Agric. Journ. Cape Colony, 4.

Molliard, M., 1904, Une Coléoptérocécidie nouvelle sur *Salix caprea*. Rev. Gén. de Botanique, p. 91—95.

Muncie, J. H., 1926, The effect of crown gall on young apple and peach trees and longevity of *Bacterium tumefaciens* in the soil. Phytopathology, 16, p. 79.

Oppenheimer, H. R., 1926, Verhütung und Heilung krebsartiger Pflanzengeschwülste. Angew. Bot., 8, p. 8.

Rainio, A. J., 1927 a, Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix*. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 5, p. 165—276.

—»— 1927 b, Über die Achselknospen der Weiden. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 4, p. 307—315.

Riker, A. J., 1925, The influence of temperature and of previous infection on the development of crown-gall. Phytopathology, 15, p. 15.

Skårman, J. A. O., 1912, Om gallbildningar hos *Salix caprea* L. förorsakade af *Dorytomus taeniatus* Fabr. Svensk Bot. Tidskrift, 6, p. 478—490.

Smith, E. F. & Townsend, C. O., 1907, A plant tumor of bacterial origin. Science, 25, p. 30.

—»— —»— 1911, Crown-gall of plants: its cause and remedy. U.S. Dept. Agr. Bur. Plant. Ind. Bull., 213, p. 1—200).

Thomson, C. G., 1885, Skandinaviens *Coleoptera*. Lund.

SUOMENKIELINEN SELOSTUS.

PSEUDOMONAS TUMEFACIENS SM. & TOWNS. SALIX CAPREA'LLA.

Vuonna 1922 huomasi tekijä Oulunkylässä lähellä Helsinkiä kasvavassa *Salix caprea*-yksilössä erittäin runsaasti puutuneita äkämiä (kuva 1). Tämän pensaan eminorkot olivat joko kokonaisuudessaan tai vain tyviosastaan muuttuneet äkämiksi. Väriltään olivat äkämät vihreät, jonkun verran ruskeaan vivahtaen. Lähempi äkämien tarkastelu osoitti, että emikukat olivat täydellisesti lehtimäistyneet. Tukisuomut olivat ainoat kukan osat, jotka olivat normaaliset. Mesinystyrät olivat muuttuneet pieniksi, haaraisiksi, möyheiksi lehdiksi, jotka olivat tiheän ja pitkän villakarvan peittämät. Emi oli samaten lehtimäistynyt ja möyheä. Halkaisemalla äkämiä todettiin, että monessa tapauksessa oli norkkolapakon keskellä pitkin pituuttaan huomattavissa hyönteisten toukkien jättämiä koloja tai saattoi siinä vielä olla jäljellä toukka. Paitsi norkoista syntyneitä äkämiä todettiin pensaassa myöskin hyvin runsaasti äkämiä, jotka olivat muodostuneet lehtisilmuista. Äkämiä muodostavat lehtisilmut olivat pääasiallisesti päätesilmuja, mutta todettiin äkämiä syntyneen myöskin lukuisista sivusilmuista ja eräissä tapauksissa suorastaan rungosta lähtevistä silmuista. Äkämien pääteosasta lähti 3—4 normaalisesti kehittynyttä lehteä, mutta lehtien tyviosat olivat paisuneet, ja korvakkeet olivat muuttuneet pieniksi lehtiliuskoiksi, joiden pinnassa oli runsas karvapeite. Lehtien paisuneessa tyviosassa oli lukuisasti pieniä, puoleksi auenneita silmuja, joiden lehdet olivat samalla tavalla liuskoittuneet kuin korvakkeet. Näissä väriltään vihreissä lehtisilmuissa ei voitu todeta minkäänlaisia hyönteisten muodostamia käytäviä. Syksyllä, jolloin lehdet osittain olivat alkaneet varista, olivat kaikki äkämät muuttuneet väriltään ruskeiksi ja puutuneet. Muodoltaan olivat norkkoäkämät pitkulaiset ja lehtisilmuäkämät pyöreät (kuva 2). Äkämien koko vaihteli huomattavasti ollen suurimmat läpimitaltaan 4—5 cm sekä pienimmät $^1/_2$ cm.

Meillä näkyvät tällaiset äkämät olevan sangen harvinaiset, eikä niistä meillä aikaisemmin kirjallisuudessa ole mainittu. Muualla Euroopassa näyttävät tällaiset äkämämuodostukset raidassa samaten olevan harvinaiset, ja tunnetaan niitä vain neljästä esiintymispaikasta. SKÅR-

MAN, joka näitä äkämiä on tarkemmin tutkinut arvelee, että äkämiä aiheuttaisivat eräs kovakuoriaislaji, *Dorytomus taeniatus*. Mitään kokeita, jotka vahvistaisivat tätä hänen otaksumaansa hän ei kuitenkaan ole tehnyt, vaan perusti otaksumansa äkämien synnystä yksinomaan hyönteisten esiintymiseen.

Vuosien kuluessa tekijän suorittamat havainnot eivät kuitenkaan olleet omiaan tukemaan SKÅRMANin käsitystä äkämien aiheuttajasta siitä syystä, että ensiksi kuoriaisen aiheuttamaa vioittumaa ei esiintynyt kaikissa äkämiksi muuttuneissa norkoissa ja toiseksi hyönteisten aiheuttamia vioittumia ei ollut laisinkaan silmuäkämissä sekä kolmanneksi esiintyi saman kovakuoriaisen toukkia yleisesti paitsi *Salix caprea*ssa myöskin *Salix cinerea*ssa, eivätkä norkot siitä huolimatta olleet muuttuneet äkämiksi. Lukuisat äkämien sentrifugeeraukset eivät myöskään selvittäneet äkämien syntyä. Sitä vastoin keväällä tehdyissä äkämien leikkauksissa todettiin soluissa bakteereja, jotka olivat samanlaisia kuin yleisesti tunnetun äkämien aiheuttajan, *Pseudomonas tumefaciens*. Saastutuskokeet näillä bakteereilla osoittivat, että äkämien aiheuttaja on bakteeri. Raidassa (kuva 4) ja *Pelargonium*issa (kuva 5) saatiin nimittäin kokeellisesti muodostumaan äkämiä. Näistä kokeista selvisi siis, että äkämien aiheuttaja on bakteeri ja tulee tällöin kysymykseen *Pseudomonas tumefaciens*. Bakteerien suuruus, muoto ja Gram-reaktio sekä nimenomaan tautikuva vastasi täydelleen *Pseudomonas tumefaciens*iä. Sitäpaitsi eivät tämän bakteerin aiheuttamat äkämät pajuissa ole tuntemattomat. Kokeellisesti ovat nimittäin SMITH & TOWNSEND osoittaneet, että bakteeri aiheuttaa *Salix babylonica*ssa saman näköisiä äkämiä kuin meillä todetut raidassa. Useiden tutkijoiden mukaan tiedetään *Pseudomonas tumefaciens*in äkämiä muodostavana eri pajulajeissa Etelä-Afrikassa olevan hyvin yleinen.

Kuten SMITH & TOWNSENDin tutkimukset ovat osoittaneet on bakteeri haavaloinen, joka tunkeutuu kasveihin hyönteisten, rakeiden, j.n.e. aiheuttamien haavojen kautta. Tämän johdosta on oletettavissa, että erikoisesti *Dorytomus*-kovakuoriaiset ovat taudin levittäjiä.

MOLLIARD ja SKÅRMAN ovat todenneet, että äkämien muodostuminen eri vuosina on vaihteleva. Saman havainnon on myöskin tekijä tehnyt. RIKERin mukaan on edullisin lämpötila bakteerin aiheuttamien äkämien muodostumiselle maanpäällisissä osissa 14—28° C. Vertaamalla uusien äkämien runsautta eri havaintovuosina samana aikana vallinneeseen huhti- ja toukokuun lämpötilaan (taulukko 1), näyttää siltä, että äkämien esiintyminen meillä on jossain määrin riippuvainen huhtikuun keskilämpötilasta. Huhtikuun keskilämpötilan alentuessa alle 0 asteen ei uusia äkämiä ole syntynyt. Sitä vastoin äkämien muodostuminen on ollut runsas sellaisina vuosina, jolloin huhtikuun keskilämpö on noussut yli 2 asteen.